

1^{ER} PRIX DU CONCOURS DE RÉDACTION SCIENTIFIQUE GEORGES-MAHEUX

LA THÉORIE NEUTRE DE LA BIODIVERSITÉ ET DE LA BIOGÉOGRAPHIE : ET LES INSECTES DANS TOUT ÇA?

par Yan Boulanger

Mise en contexte

Depuis Darwin (1859), Grinnell (1917) et plus spécialement Hutchinson (1957), les écologistes, y compris les entomologistes, ont tenté d'expliquer la structure des communautés en assumant que chaque espèce occupe une niche pluridimensionnelle qui lui est propre. Cette niche peut être définie en corrélant le plus de détails d'abondance, de croissance et d'interactions interspécifiques possible avec les caractéristiques de l'environnement. Cependant, d'aucuns pourraient user d'un raisonnement inverse et ajouter de la complexité au fur et à mesure dans le système afin d'expliquer, de façon plus satisfaisante, la dynamique d'une communauté. Cet élément est le point de départ des théories neutres en écologie, y compris celle mise en valeur par Hubbell (2001) par la parution de son livre *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (UNTBB). La publication de ce livre eut l'effet d'une bombe en écologie des populations et engendra de nombreux débats dans la littérature scientifique (Chave *et al.* 2002; Clark et McLaughlan 2003; Volkov *et al.* 2004; Tilman 2004; Alonso *et al.* 2006; Holyoak et Loreau 2006). Pour donner une idée de la portée de cette nouvelle théorie et de ce qu'elle suscite comme intérêt, GoogleTM Scholar rapporte, en date du 5 mars 2007, que l'ouvrage fut cité à 835 reprises depuis 2001. Il est clair que la plupart des écologistes peinent à mettre de côté près d'un siècle d'utilisation de la théorie des niches pour envisager des communautés fonctionnant selon des principes qui y sont totalement opposés.

La théorie neutre s'édifie principalement sur le concept d'équivalence aussi appelée redondance fonctionnelle. Cette hypothèse stipule que des espèces similaires appartenant au même niveau trophique (« communauté » *sensu* Hubbell (2001)) sont identiques démographiquement *per capita*, i.e. du point de vue des taux de naissance, de mortalité, de dispersion et de spéciation. La théorie de Hubbell (2001) s'apparente fortement à la théorie classique de MacArthur et Wilson (1967) à la

différence près qu'elle inclut un taux de spéciation et déplace la prémisse d'équivalence, ou de neutralité, au niveau de l'individu et non de l'espèce. Cette théorie s'appuie largement sur le principe du rasoir d'Occam, ou principe de parcimonie, qui stipule qu'« à toutes choses égales, la solution la plus simple est la meilleure » (Hubbell 2005). En ce sens, la UNTBB est une approche non traditionnelle puisqu'elle ajoute subséquemment, lorsque nécessaire, les différences interspécifiques pour expliquer les patrons écologiques observés. La UNTBB représente donc une riche source d'hypothèses nulles afin d'expliquer la dynamique des communautés écologiques (entomologiques notamment) sur de multiples échelles spatiales et temporelles (Hubbell 2001; Gotelli et McGill 2006). La nécessité d'avoir une hypothèse nulle afin d'expliquer la dynamique des communautés est d'ailleurs une des raisons évoquées pour justifier l'élaboration de théories neutres (Leibold et McPeck 2006).

Cette théorie pose les questions suivantes (Hubbell 2006) : 1) Quels patrons observés au niveau de la communauté résultent de la prémisse simplifiée que toutes les espèces présentent la même stochasticité démographique sur une base individuelle et que le seul processus qui en est responsable est la dérive écologique, la dispersion aléatoire et la spéciation? 2) Quelles sont les similarités entre les patrons prédits par la théorie neutre et ceux observés en nature? Jusqu'à maintenant, la théorie neutre fut testée sur plusieurs types de communautés, notamment sur des organismes sessiles (plantes herbacées, arbres, bivalves) (McGill *et al.* 2006). Peu d'études furent toutefois entreprises afin de confronter cette théorie à la dynamique des communautés entomologiques (Thompson et Townsend 2006). Compte tenu de l'immense biodiversité entomologique et des fortes possibilités d'équivalence fonctionnelle entre les espèces, fort est à parier que la théorie neutre de Hubbell y trouverait une « niche » intéressante. Encore faut-il connaître les bases et les implications entomologiques de cette théorie...



Principes généraux de la théorie neutre

La plupart des espèces sont distribuées de façon inégale sur un territoire donné, peu importe l'échelle spatiale considérée (Bell 2001, 2005). Ce fait peut être interprété de deux différentes façons. La première, la théorie de la différenciation des niches (Hutchinson 1957), la plus familière aux entomologistes, stipule que chaque espèce occupe seulement les sites pour laquelle elle est bien adaptée et desquels elle est capable d'exclure les compétiteurs. Selon ce modèle déterministe, la distribution des espèces à l'intérieur d'un environnement hétérogène et les corrélations entre les attributs environnementaux et d'abondance des espèces peuvent être attribuables aux différences fonctionnelles entre chaque espèce. Ceci suggère deux processus biologiques fondamentaux : 1) l'évolution de la spécialisation écologique par la sélection naturelle, et 2) le développement d'une structure de communauté par la sélection des espèces les mieux adaptées dans un environnement hétérogène (Bell *et al.* 2006).

À l'opposé, la théorie neutre suggère plutôt que les espèces sont identiques et d'égaux compétiteurs *per capita*. Toutes les espèces peuvent ainsi se développer sur un site donné, faisant en sorte que la composition de la communauté est déterminée largement par la dispersion stochastique des individus. Le deuxième principe-clé de la UNTBB est que la variation d'abondance stochastique moyenne des espèces à l'intérieur d'une communauté est de 0 : la dynamique des communautés est gouvernée selon un principe de somme-zéro (*zero-sum*), i.e. que la somme de tous les changements d'abondance des espèces est toujours nulle. Ceci suppose que les environnements sont saturés, donc que la densité des individus est constante à plusieurs échelles spatiales (Hubbell 2001, 2006).

En considérant ces deux principes, l'abondance des espèces d'une communauté suit une dérive stochastique alors que la diversité suit un équilibre dynamique entre l'extinction des résidents et l'apparition de nouveaux individus par immigration ou spéciation (Hubbell 2001, 2005, 2006; Bell 2001, 2005; Bell *et al.* 2006). En effet, le modèle de Hubbell (2001) en est un à double échelle (Fig. 1). Au niveau de la métacommunauté, le nombre d'individus J_m est constant; à chaque génération (itération dans le modèle), un individu mort est remplacé aléatoirement soit par une nouvelle espèce produite par spéciation selon la probabilité v , soit de façon stochastique, par un individu provenant d'une espèce déjà présente dans la métacommunauté selon une probabilité $1-v$. Au niveau de la communauté

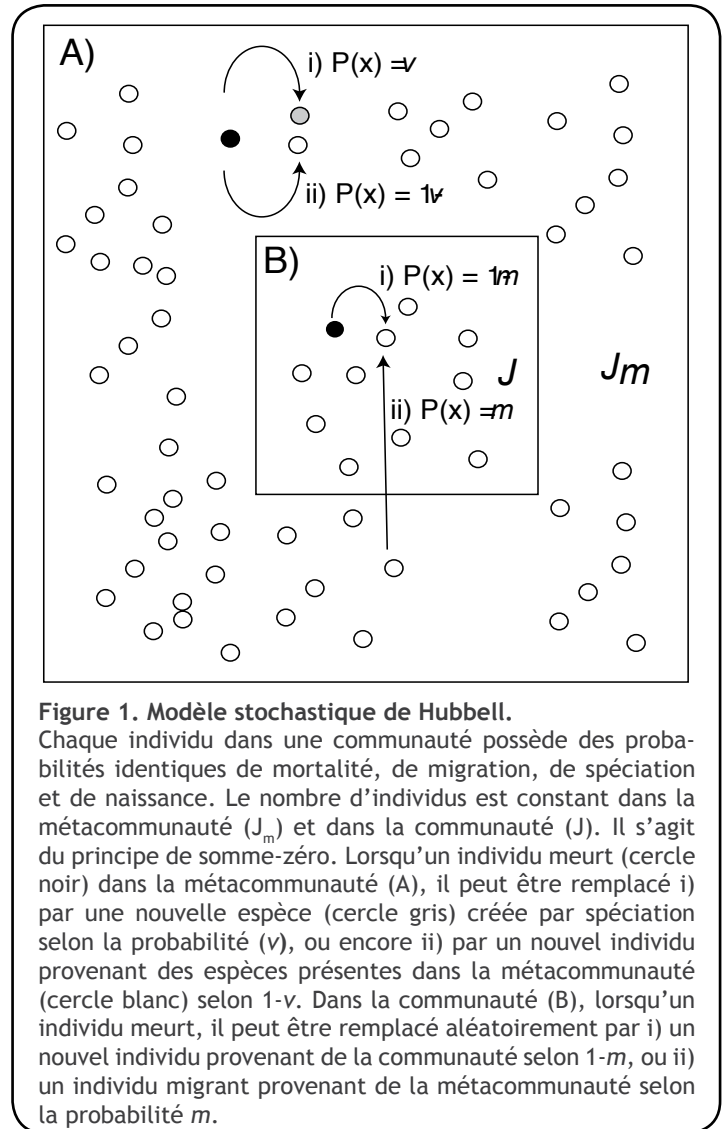


Figure 1. Modèle stochastique de Hubbell.

Chaque individu dans une communauté possède des probabilités identiques de mortalité, de migration, de spéciation et de naissance. Le nombre d'individus est constant dans la métacommunauté (J_m) et dans la communauté (J). Il s'agit du principe de somme-zéro. Lorsqu'un individu meurt (cercle noir) dans la métacommunauté (A), il peut être remplacé i) par une nouvelle espèce (cercle gris) créée par spéciation selon la probabilité (v), ou encore ii) par un nouvel individu provenant des espèces présentes dans la métacommunauté (cercle blanc) selon $1-v$. Dans la communauté (B), lorsqu'un individu meurt, il peut être remplacé aléatoirement par i) un nouvel individu provenant de la communauté selon $1-m$, ou ii) un individu migrant provenant de la métacommunauté selon la probabilité m .

locale, lorsqu'un individu meurt, il est remplacé de façon similaire par la migration d'un individu provenant de la métacommunauté selon la probabilité m ou par un individu de la communauté locale selon la probabilité $1-m$. Ce taux d'immigration pour chaque espèce est d'ailleurs dépendant de son abondance à l'échelle régionale. Hubbell nomme cette dynamique stochastique des communautés la dérive écologique (*ecological drift*) par analogie directe avec la dérive génique (*genetic drift*). Dans une population complètement isolée, la dérive écologique causerait inévitablement l'extinction de toutes les espèces sauf une, monodominante. Le taux d'immigration à l'échelle locale et la spéciation à l'échelle de la métacommunauté compensent ces extinctions (Hubbell 2001) et maintiennent la diversité dans le système. On réfère ainsi au modèle de Hubbell comme une hypothèse « non équilibrante » afin d'expliquer le maintien de la biodiversité (Chave *et al.* 2002) en opposition aux modèles « équilibrants » qui conservent la même composition spécifique dans le temps (Grubb 1977; Ashton 1969, 1998).



Patrons macroécologiques produits par les théories neutres

À la suite à ces constats, on est en droit de se poser la question suivante : Qu'arriverait-il aux patrons macroécologiques des communautés (relations aire-espèces, distribution relative des abondances, loi de puissance d'Arrhenius...) si tous les individus étaient écologiquement similaires (Bell 2001)? Puisqu'il est impossible de trouver des réponses expérimentales à ces patrons, la recherche de mécanismes procède généralement par la théorie (McGill 2003). Un des patrons macroécologiques classiques est celui de la distribution relative des abondances (DRA) des espèces à l'intérieur d'une communauté. Dans les années 1940, les premiers modèles statistiques furent développés par Fisher *et al.* (1943) et Preston (1948) afin de décrire les patrons d'abondance des espèces (Fig. 2). Fisher produisit la distribution géométrique ou « *log-serie* » afin d'expliquer la DRA des

espèces d'une communauté, les espèces rares étant très nombreuses comparativement aux espèces très abondantes. Toutefois, des évidences empiriques tendaient à démontrer que les distributions d'abondance relative sont du type log-normale avec un excès d'espèces rares. Ces évidences portèrent Preston (1948) à suggérer qu'une distribution gaussienne log-normale s'ajuste plus précisément au patron de distribution des abondances relatives. Plusieurs auteurs (MacArthur 1957; Sugihara 1980; Tokeshi 1990) ont interprété ces distributions d'abondance par la nature des interactions entre les organismes et leur environnement, tentant ainsi d'identifier des processus déterministes responsables de la variation d'abondance spécifique.

On serait instinctivement porté à croire que les théories neutre et déterministe, pourtant radicalement distinctes, devraient produire des DRA complètement différentes. Pourtant, il n'en est rien. Selon Hubbell (2001), les simulations obtenues par la dérive écologique prédite par la théorie neutre, prévoient une DRA ressemblant à la distribution log-normale de Preston (1948), mais où les espèces rares sont plus abondantes et inversement pour les espèces très communes. Hubbell nomme cette distribution « *zero-sum multinomial* » (ZSM) puisqu'elle est dépendante du principe somme-zéro (Fig. 2). Au niveau de la métacommunauté, la forme de la ZSM est déterminée par le nombre fondamental de biodiversité θ qui est égal à $2J_m \cdot v$ tandis que le taux de migration (m) la gouverne au niveau de la communauté locale. Un fort taux d'immigration produit une distribution du type *log-serie* identique à celle de Fisher *et al.* (1943), alors qu'à mesure que l'immigration diminue, les espèces rares le deviennent davantage et la distribution devient log-normale (Fig. 2). Plusieurs évidences empiriques supporteraient cette distribution (Hubbell 2005; McGill *et al.* 2006). Bien que des distributions similaires puissent être obtenues par des théories déterministes, ces dernières sont beaucoup moins parcimonieuses.

D'un point de vue spatial, Bell (2001) démontre que plusieurs autres caractéristiques des communautés peuvent aussi être remarquablement expliquées par la théorie neutre. Il serait ainsi concevable que les patrons spatiaux et l'association des espèces avec les facteurs environnementaux soient créés par la seule dispersion locale selon un modèle spatialement neutre (Bell 2001, 2006). En effet, ces modèles peuvent générer des patrons de diversité similaires à ceux anticipés par les patrons d'hétérogénéité environnementale, et ce, à plusieurs échelles spatiales. Étonnamment, ce modèle prédit qu'une espèce abondante à l'intérieur d'une sous-région aura aussi tendance à être abondante dans une

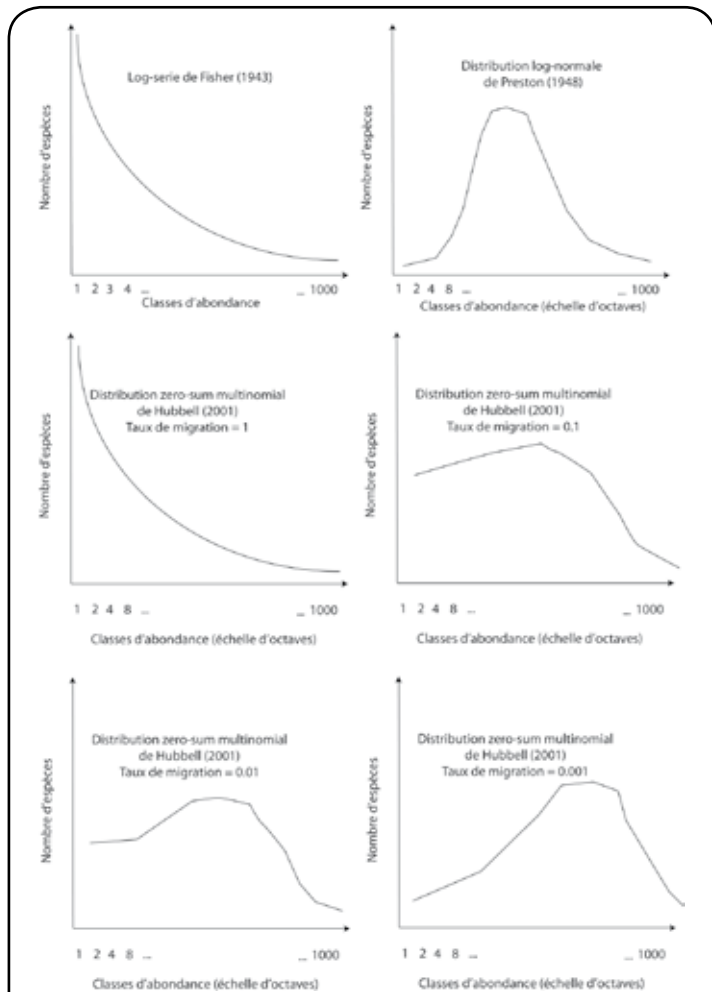


Figure 2. Distributions théoriques de Fisher (*log-serie*), de Preston (*log-normale*) et de Hubbell (*zero-sum multinomial*). La distribution de Hubbell est « dynamique » et change notamment en fonction du taux d'immigration dans les communautés locales.



autre sous-région de la même aire d'étude. En effet, une espèce abondante dans une sous-région donnée est plus susceptible de fournir davantage de migrants à une autre sous-région, faisant en sorte que l'espèce peut s'établir ailleurs avec une plus grande probabilité. Encore plus étonnant, le modèle neutre génère des patrons de « spécialisation environnementale » en raison de l'autocorrélation spatiale créée par la dispersion locale. Par conséquent, il devient très difficile de distinguer le modèle neutre des modèles déterministes puisque le modèle neutre semble produire des « patrons déterministes ».

Contrairement à la théorie des niches, la théorie neutre de Hubbell prédit que la coexistence d'espèces similaires est possible via l'équivalence fonctionnelle *per capita*. Par coexistence, on entend des espèces évoluant dans le même milieu physique (spatial et temporel) et compétitionnant pour les mêmes ressources (Leibold et McPeck 2006). Selon le modèle déterministe de Lotka-Volterra, très connu des entomologistes, deux espèces occupant des niches identiques ne peuvent coexister; il y a exclusion compétitive. Ainsi, la théorie des niches suggère que la coexistence n'est possible que lorsqu'il y a différence entre les espèces (Chesson 2000). Conséquemment, il ne devrait y avoir que très peu de similarités entre deux espèces compétitrices coexistant à l'intérieur de la même communauté. Pourtant, Hubbell (2005, 2006) démontre que l'équivalence fonctionnelle est monnaie courante en milieu naturel, particulièrement dans les systèmes possédant une très riche biodiversité. Compte tenu de l'immense diversité entomologique dans plusieurs systèmes, de nombreux exemples illustrent une forme ou une autre de redondance (équivalence) fonctionnelle (Fleming *et al.* 2001; Poff *et al.* 2003; Leibold et McPeck 2006). La théorie neutre soulève donc la question suivante : comment des espèces totalement équivalentes peuvent coexister tout en compétitionnant pour les mêmes ressources?

Selon Hubbell (2005), la persistance de la limitation de la dispersion à travers l'évolution des communautés signifie que les espèces écologiquement similaires devraient être capables d'évoluer, de converger sur des stratégies similaires adaptées à l'environnement le plus fréquemment rencontré. Ces limitations feraient en sorte que plusieurs sites peuvent être gagnés par défaut par l'incapacité d'un compétiteur plus fort à l'atteindre (Hurt et Pacala 1995; Hubbell 2001). Ces compromis entre dispersion-recrutement et colonisation engendraient des espèces équivalentes pouvant coexister. En effet, dans ce système, il y aurait convergence des niches vers des stratégies généralistes (Hubbell 2006) et

une égalisation du fitness interspécifique par absence de sélection directionnelle. Lorsque ces limitations se présentent dans les systèmes à très grande diversité, l'individu est exposé à un voisinage biotique très différent; en effet, les individus d'une espèce donnée ne se retrouvent jamais aux côtés des mêmes espèces compte tenu de la diversité du milieu. Ce fait empêcherait la sélection directionnelle menant à une différenciation des niches et favoriserait plutôt des stratégies généralistes adaptées à la moyenne des conditions spatiales et temporelles à long terme de ces environnements (Hubbell 2006). Résultat : la variabilité phénotypique intraspécifique est beaucoup plus grande que la variabilité interspécifique. Par conséquent, on se retrouve avec des espèces écologiquement similaires agissant, dans l'ensemble, comme s'il n'y avait qu'une seule espèce et, ainsi, selon les modalités prédites par la théorie neutre (Hubbell 2006).

Critiques et avenir de la théorie neutre...

Le modèle proposé par Hubbell a déjà fait l'objet de maintes critiques (Chave *et al.* 2002; Adler 2004; Tilman 2004; Leibold et McPeck 2006; Adler *et al.* 2007). Dans une méta-analyse, Cottenie (2005) indique que sur 158 communautés étudiées, seulement 8 % d'entre elles seraient réellement gouvernées par des processus neutres. Les détracteurs de la théorie neutre stipulent que cette théorie ne peut inclure des explications écologiques plus traditionnelles telles que les caractéristiques des espèces, les interactions interspécifiques, les relations trophiques et la réponse des organismes à l'abondance et à la distribution des ressources (Brown 2001; Chave 2004; Holyoak et Loreau 2006; Wilson et Lundberg 2006). Plusieurs auteurs (Chesson 2000; Tilman 2004; Harpole et Tilman 2006) suggèrent que l'exacte équivalence fonctionnelle entre tous les individus d'une communauté est improbable, voire impossible. De plus, des théories déterministes produisent des patrons macroécologiques similaires à ceux prédits par la théorie neutre (Chave *et al.* 2002). En effet, il semble que ce soit particulièrement les capacités de dispersion qui aient l'impact le plus important sur les patrons macroécologiques, qu'ils soient générés par des modèles neutres ou non neutres (Chave *et al.* 2002).

Dans ce dernier cas, nous sommes en plein dilemme : choisir le modèle le plus parcimonieux et, ainsi, accepter la théorie neutre, ou alors se diriger vers des modèles plus complexes basés sur les niches (Holyoak et Loreau 2006)? Toutefois, il est faux de dichotomiser les deux mécanismes puisque certaines évidences portent à croire que la théorie des niches et la théorie neutre de





Hubbell sont complémentaires (Chave 2004). Ainsi, la théorie des niches concernerait principalement des systèmes où un faible nombre d'espèces interagissent selon des règles strictes (prédites entre autres par les équations de Lotka-Volterra) alors que la UNTBB s'appliquerait plus probablement à des communautés très riches en espèces, incluant plusieurs espèces rares, où le rôle de la stochasticité est inévitable. Plusieurs communautés entomologiques sont implicitement concernées par ce constat. Qui plus est, la dichotomie serait à éviter puisque les deux types de modèles peuvent être présents de façon simultanée dans un même système (Hubbell 2006; Thomson et Townsend 2006). Les communautés écologiques seraient probablement assujetties à la fois à la variabilité de l'habitat et à une dynamique stochastique locale (Leibold *et al.* 2004). McPeck et ses collaborateurs (McPeck 1990, 1998; McPeck *et al.* 2000) ont mis en évidence le phénomène en étudiant deux genres nord-américains de demoiselles (*Ischnura* et *Enallagma*). Il appert que ces deux genres réussissent à coexister en raison de compromis entre croissance et risque de prédation, ce qui en fait un exemple de communautés non neutres. Les espèces appartenant au genre *Ischnura* sont meilleures pour convertir leurs ressources alimentaires, mais demeurent plus sensibles à la prédation que les *Enallagma* ce qui favorise leur coexistence. Toutefois, plusieurs espèces de *Ischnura* et *Enallagma* habitent les mêmes lacs. Comment toutes ces espèces réussissent-elles alors à coexister? Une possibilité est que les espèces provenant d'un même genre soient écologiquement équivalentes. Puisque les abondances locale et régionale de ces espèces sont importantes, la dispersion entre les lacs permet la recolonisation d'un lac où une espèce est extirpée par processus local de dérive écologique. Individuellement, chaque genre réagit comme s'il était une espèce unique, selon les principes prédits par une dynamique neutre.

Par conséquent, un grand pas en avant serait accompli si des modèles synthétiques incluant à la fois des mécanismes neutres et non neutres étaient créés (Holyoak et Loreau 2006), la théorie neutre servant d'hypothèse nulle afin de tester les évidences empiriques de ces modèles (Gotelli et McGill 2006). L'approche par comparaison de modèles devrait être privilégiée (McGill *et al.* 2006) : « rejeter un modèle pour un autre ferait avancer la science plus rapidement que de simplement rejeter une hypothèse nulle » (Platt 1964). Jusqu'à maintenant, quelques modèles mixtes neutres/non neutres ont été développés (Tilman 2004; Volkov *et al.* 2005; Adler *et al.* 2007). Parmi ceux-ci, le modèle stochastique des niches écologiques (Tilman 2004) semble très prometteur (Holyoak et Loreau 2006). Ce modèle basé sur la théorie

déterministe des compromis (*tradeoffs*) inclut des processus démographiques stochastiques en décrivant les probabilités d'un individu provenant de l'extérieur de la communauté à s'établir sur un site donné. Ainsi, les nouveaux individus s'établissent seulement s'ils survivent à une mortalité stochastique en utilisant les ressources excédentaires présentes dans la communauté. Pour y arriver, l'espèce « envahissante » se doit de posséder des capacités compétitives (R^*) supérieures aux espèces présentes afin d'augmenter la probabilité de s'établir avec succès.

Quelques généralités peuvent être tirées du modèle de Tilman. i) Plus la diversité de la communauté augmente, plus il devient difficile pour un envahisseur de s'établir dans la communauté. Aussi, ii) les espèces les plus abondantes sont les meilleures compétitrices dans les conditions les plus communes; les abondances des espèces changent ainsi en fonction de gradients environnementaux. De plus, iii) la stochasticité du processus de colonisation fait en sorte que la composition spécifique diffère entre diverses localités. Par conséquent, ceci expliquerait pourquoi une espèce pourtant commune dans un site donné sera absente d'un site similaire si une espèce similaire s'y est installée d'abord par le fruit d'une colonisation stochastique. Dans un même ordre d'idées, iv) cette théorie prédit que des perturbations récurrentes, des *pulses* de ressources ou tout autre processus permettant aux espèces d'outrepasser les limitations de recrutement causées par une dépendance aux ressources, devraient augmenter la diversité locale. Ce modèle génère des DRA similaires à celles obtenues empiriquement mais conserve, à l'opposé de la UNTBB, les fortes corrélations entre les conditions environnementales, les caractéristiques et les abondances des espèces. Le modèle de Tilman réconcilie deux écoles de pensée totalement opposées et offre ainsi une nouvelle alternative afin d'expliquer la dynamique des communautés. Bien que le modèle de Tilman ait d'abord été formulé en prenant comme exemple des organismes sessiles (plantes), celui-ci pourrait très bien s'appliquer à des organismes mobiles tels que les insectes puisque l'élément-clé de son modèle réside principalement dans les capacités compétitives des espèces (R^*) (Tilman 2004; Harpole et Tilman 2006).

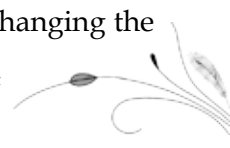
Bien que la théorie de Hubbell suscite de nombreuses critiques, elle constitue néanmoins une avancée remarquable dans l'étude de la dynamique des communautés. Sans prétendre à la perfection, cette théorie offre une nouvelle approche aux entomologistes et leur permet de considérer ces systèmes d'un point de vue totalement différent. Il est on ne peut plus certain que cette



théorie, jumelée à des modèles déterministes mixtes comme celui de Tilman, permettra une compréhension accrue de la dynamique des communautés entomologiques.

Littérature citée

- Adler, P.B. 2004. Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationships in Kansas grasslands. *Ecology* 85 : 1265-1272.
- Adler, P.B., J. HilleRisLambers et J.M. Levine. 2007. A niche for neutrality. *Ecol. Letters* 10 : 95-104.
- Alonso, D., R. S. Etienne, A. et J. McKane. 2006. The merits of neutral theory. *TREE* 21 : 451-457.
- Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 155-196.
- Ashton, P.S. 1998. Niche specificity among tropical trees: a question of scales. Pages 491-514 dans *Dynamics of tropical communities* (D.M. Newbery, H.H.T. Prins et N.D. Brown, édés.). Blackwell Science, Oxford.
- Bell G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293 : 2413-2418.
- Bell G. 2005. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology* 86 : 757-770.
- Bell, G., M.J. Lechowicz et M.J. Waterway. 2006. The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities. *Ecology* 87 : 1378-1386.
- Brown, J.H. 2001. Toward a general theory of biodiversity. *Evolution* 30 : 2137-2138.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecol. Letters* 7 : 241-253.
- Chave, J., H.C. Muller-Landau et S.A. Levin. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *Am. Nat.* 159 : 1-23.
- Chesson, P.L. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31 : 343-366.
- Clark, J.S. et J.S. McLachlan. 2003. Stability of forest diversity. *Nature* 423 : 635-638.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Letters* 8 : 1175-1182.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. John Murray, London. 484 p.
- Fisher, R.A., A.S. Corbet et C.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12 : 42-58.
- Fleming, T.H., C.T. Sahley, J.N. Holland, J.D. Nason et J.L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol. Monogr.* 71 : 511-530.
- Gotelli, N.J. et B.J. McGill. 2006. Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography* 29 : 793-800.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationship of the Californian thrasher. *Auk* 34 : 427-433.
- Grubb, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 53 : 107-145.
- Harpole, W.S. et D. Tilman. 2006. Non-neutral patterns of species abundance and species traits. *Ecol. Letters* 9 : 15-23.
- Holyoak, M. et M. Loreau. 2006. Reconciling empirical ecology with neutral community models. *Ecology* 87 : 1370-1377.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 375 p.
- Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.* 19 : 166-172.
- Hubbell, S.P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87 : 1387-1398.
- Hurtt, G.C. et S.W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation—reconciling chance, history and competitive differences between plants. *J. Theor. Biol.* 176 : 1-12.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22 : 415-427.
- Leibold, M.A. et M.A. McPeck. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87 : 1399-1410.
- Leibold, M.A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. Chase, M. Hoopes, R. Holt, J. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau et A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Letters* 7 : 601-613.
- MacArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *PNAS* 43 : 293-295.
- MacArthur, R.H. et E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 224 p.
- McGill, B.J. 2003. Strong and weak tests of macroecological theory. *Oikos* 102 : 679-685.
- McGill, B.J., B.A. Maurer et M.D. Weiser. 2006. Empirical evaluation of Neutral Theory. *Ecology* 87 : 1411-1423.
- McPeck, M.A. 1990. Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblage of permanent lakes. *Ecology* 71 : 83-98.
- McPeck, M.A. 1998. The consequences of changing the





- top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecol. Monogr.* 68 : 1-23.
- McPeck, M.A. et J.M. Brown. 2000. Building a regional species pool: diversification of the *Enallagma* damselflies in eastern North American waters. *Ecology* 81 : 904-920.
- Platt, J.R. 1964. Strong inference. *Science* 148 : 347-353.
- Poff, N.L., T.A. Wellnitz et J.B. Monroe. 2003. Redundancy among three herbivorous insects across an experimental current velocity gradient. *Oecologia* 134 : 262-269.
- Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29 : 254-283.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *Am. Nat.* 116 : 770-787.
- Thompson, R.M. et C.R. Townsend. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and neutrality determine patterns of diversity in streams. *J. Anim. Ecol.* 75 : 476-484.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* 101 : 10854-10861.
- Tokeshi, M. 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *J. Anim. Ecol.* 59 : 1129-1146.
- Volkov, I., J.R. Banavar, A. Maritan et S.P. Hubbell. 2004. The stability of forest biodiversity. *Nature* 427 : 696.
- Volkov, I., J.R. Banavar, F. He, S.P. Hubbell et A. Maritan 2005. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* 438 : 658-661.
- Wilson, W.G et P. Lundberg. 2006. Non-neutral community dynamics: Empirical predictions for ecosystem function and diversity from linearized consumer-resource interactions. *Oikos* 114 : 71-83.

.....
 Yan Boulanger est étudiant au doctorat à l'Université du Québec à Rimouski. Ses travaux de recherche menés sous la direction de Luc Sirois et la co-direction de Christian Hébert du Centre de foresterie des Laurentides portent sur les patrons de colonisation des insectes saproxyliques après feu ainsi que sur les facteurs régulant la décomposition des débris ligneux brûlés dans le nord de la forêt boréale du Québec.

